大兴安岭南段蒙古栎粗根非结构性碳对不同坡向的响应

刘艺伟[1,2]， 魏江生[1,2,3]， 黄利东[1,2]， 赵鹏武[3,4]， 舒 洋[3,4]，
李慧敏[1,2]， 曹立春[3]， 张 婷[3]

（1. 内蒙古农业大学草原与资源环境学院，内蒙古 呼和浩特 010011；2. 内蒙古自治区土壤质量与养分资源重点实验室，内蒙古 呼和浩特 010011；3. 内蒙古赛罕乌拉森林生态系统国家定位观测研究站，内蒙古 赤峰 024000；4. 内蒙古农业大学林学院，内蒙古 呼和浩特 010011）

摘 要： 在半干旱区，掌握树木根部碳储存规律对探究水分胁迫影响地上、地下器官碳分配机制至关重要。本研究以蒙古栎（*Quercus mongolica*）为研究对象，在2021年（湿润年）、2022年（干旱年）、2023年（正常年）的生长季每月采集不同坡向（阳坡、半阳坡、阴坡）蒙古栎粗根样本，测定非结构性碳（Non-Structural Carbohydrate，NSC）及其组分（可溶性糖、淀粉）含量并分析其动态变化规律。结果表明：（1）粗根NSC组成以淀粉为主，粗根NSC及其组分含量随5月、6月、7月、8月、9月的顺序递增且差异显著（$P<0.05$）。（2）NSC含量及淀粉含量随湿润年、正常年、干旱年的顺序递增；不同坡向淀粉含量随阳坡、半阳坡、阴坡的顺序递减，且二者均差异显著（$P<0.05$）。（3）通过对粗根NSC及其组分影响的主导因素分析，坡向因素影响大，反应了粗根NSC对潜在蒸散量梯度反应敏感。研究结果有助于理解干旱环境下地下器官对树木生长碳分配的调节机制。

关键词： 大兴安岭南段；非结构性碳水化合物；蒙古栎；根系；坡向

随着全球气候变暖，呈现出干旱事件频发、持续时间久、树木死亡及大面积森林衰退现象，树木适应干旱环境的机制是目前气候变化领域的研究热点之一[1]。Jin等[2]分析了树木适应干旱环境的策略研究结果得出，干旱时树木适时关闭叶片气孔，减少蒸腾失水，增加水力系统的抗栓塞能力，但叶片气孔的关闭，又降低了光合作用的碳吸收，增加了树木因缺碳而“饿死”的风险，通过植物各器官之间的合理碳分配可能是应对干旱的机制。非结构性碳水化合物（Non-Structural Sarbohydrate，NSC）是植物光合作用与呼吸作用的中间产物，其含量变化不仅可直接反映植物体内的碳供需关系及生长状况，也是反映植物对环境变化适应策略的重要指标[3]。NSC主要成分是可溶性糖和淀粉，约占树木全部NSC的90%以上[4-5]。其中可溶性糖是树木可以直接用于新陈代谢的物质，而淀粉作为植物最重要的长期能量储存物质，是储存器官中最重要的碳水化合物[6]。NSC在植物体内的累积量一定程度上可以反映植物体内碳的供需平衡关系，对维持植物体渗透调节、水力传输和生长发育，缓冲树木在年际、季节和器官间碳供需关系至关重要[7]。不同组织内NSC组分和含量的变化反映了树木碳收支的平衡状况，有助于了解植物生长和碳分配的变化规律及对环境胁迫的适应性策略[8-9]。

根系是植物主要的水分吸收和能量储存器官。在植物的生长周期中，叶片不断地进行光合作用，并通过枝条将这些光合产物传递到茎干和根这些生物量较大的组织中，以支持植物的生长[10]。因此，根系作为储存树木碳的关键器官，在树木的生长中扮演着至关重要的角色[11]。为了在各种环境中生存，树木会调整其根系中NSC的储存和分配，进而改变可溶性糖和淀粉的含量，这为树木提供了

收稿日期： 2024-03-15； **修订日期：** 2024-05-10
基金项目： 国家重点研发计划项目（2022YFF0801801）；内蒙古自治区自然科学基金项目（2021MS03045）
作者简介： 刘艺伟（1999-），女，硕士研究生，主要从事森林土壤研究. E-mail: 1120645078@qq.com
通讯作者： 魏江生. E-mail: weijiangsheng1969@163.com

更多的生长和生存的机会，形成一种适应环境变化的生理机制[12]。但干旱性质（干旱强度和干旱时间）以及物种、地形等方面的差异，导致根系NSC变化的复杂性和多样性[13-14]。干旱胁迫下不同树种根系NSC变化规律亦不相同，如杉木在抵御干旱胁迫过程中，其根部NSC呈现先增加后下降的趋势，同时糖淀比也显著降低[15]。刺槐（*Robinia pseudoacacia*）粗根可溶性糖含量增加，淀粉与NSC含量显著降低[16]。不同地形的差异也会导致根系NSC储存和分配的变化不同，如不同坡位的冷杉（*Abies fabri*）根系NSC的含量对比研究发现，温暖湿润的东北坡的冷杉根系NSC含量高于炎热干燥的西南坡，温暖湿润的环境更有利于冷杉根系NSC的合成和积累[17]。三种石灰岩山地不同土壤含水率生境下淡竹（*Phyllostachys glauca*）各器官NSC对比分析得出，淡竹根系中的可溶性糖浓度随着土壤含水率的降低而逐渐增加，而NSC及淀粉浓度降低[18]。调节根系NSC及组分浓度如何适应干旱环境胁迫策略不明确。

蒙古栎（*Quercus mongolica*）作为耐寒、旱的中国北方山地天然次生林的主要树种，其根系发达，具有很强的萌蘖性[19]。能在干燥炎热的阳坡及半阳坡大量更新形成蒙古栎纯林，而在水分条件相对较好的阴坡则更多的与杨桦（*Populus davidiana-Betula platyphylla*）等组成混交林。目前蒙古栎的相关研究大多集中在植被方面，如群落结构，物种组成与分布[20]等，而对其适应耐旱环境机制研究相对比较少，蒙古栎作为主根发达树种，其粗根（直径>10 mm）碳含量变化直接影响和制约地上器官的生长和代谢情况[21]。研究蒙古栎根系NSC储存与分配规律是了解蒙古栎适应干旱环境策略的重要手段。因此，本研究以蒙古栎林为研究对象，分析不同坡向（潜在蒸散量梯度）对蒙古栎粗根可溶性糖、淀粉和NSC含量的影响，探讨蒙古栎根系非结构性碳水化合物在不同坡向上的差异，为厘清蒙古栎适应干旱机制提供基础数据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于内蒙古赤峰市巴林右旗赛罕乌拉森林生态站境内，作为大兴安岭南段森林典型区域，面积大约为10.04×10^4 hm^2，地理位置位于118°18′~118°55′E，43°58′~44°27′N。属于干旱半干旱地区，气候类型为温带大陆性气候。年平均温度为2 ℃，其中最高温度32 ℃，最低温度−21 ℃；多年平均降雨量为400 mm左右，6—8月的降雨量约占全年降雨量的68%；年均蒸发量在2000 mm以上。主要森林类型为落叶阔叶次生林，主要树种有蒙古栎（*Quercus mongolica*）、山杨（*Populus davidiana*）、白桦（*Betula platyphylla*）、黑桦（*Betula dahurica*）等。森林土壤类型是灰色森林土、棕壤。蒙古栎作为大兴安岭南段主要的硬阔叶优势树种，对干旱等不利条件适应性极强。

1.2　样地的布设及采样

1.2.1　样地选择　分别以蒙古栎为主要优势树种的阴坡、半阳坡以及阳坡的典型地段各设置3块具有代表性的20 m×20 m样地，共计9块样地，对样地进行每木检尺及立地条件调查[22]（表1）。

1.2.2　样树选择及采样　分别在各样地内，随机选取3株健康、直立、生长状况相对一致且病虫害较少

表1　不同坡向样地基本信息

Tab. 1　Basic information of different slope plots

样地	样地代码	坡度/(°)	坡向	经度	纬度	海拔/m	平均胸径/cm	林分密度/(株·hm^{-2})
阳坡	A	16	S	118°44′45″	44°13′25″	1260	6.54	3245
	B	18	S	118°44′47″	44°13′25″	1260	7.62	3159
	C	15	S	118°44′46″	44°13′27″	1270	6.83	3538
半阳坡	D	17	W	118°44′38″	44°13′15″	1255	7.55	3216
	E	19	W	118°44′38″	44°13′15″	1255	7.98	3358
	F	16	W	118°44′36″	44°13′14″	1265	8.31	2811
阴坡	H	15	N	118°44′13″	44°13′2″	1250	8.57	2837
	I	16	N	118°44′15″	44°13′2″	1250	8.31	2652
	G	18	N	118°44′9″	44°13′1″	1260	7.68	2918

的蒙古栎,共计27株,选取的样树林龄(树高和胸径大小)基本一致,植物粗根样本于2021年、2022年、2023年蒙古栎生长季(5月、6月、7月、8月、9月)每月进行1次采集,每株采集3个样本,3 a共采集1215个样本。

1.2.3 *采集方法及预处理* 蒙古栎作为主根发达树种,多数研究对于其粗根划分为>10 mm[23]。结合样地蒙古栎生长情况,采用挖掘法取树木粗根直径范围为10~30 mm。将采集到的样品装进带有冰盒的保温箱里保存,带回实验室后105 ℃杀青30 min,然后在恒温箱内75 ℃烘至恒重,将烘干后的样品使用植物组织球磨仪(MM 400)粉碎后过100目筛备样,以作分析。

土壤样品的采集在每次采集植物样品时,同时在每个选定的样地按照五点法采集土壤样品,通过挖掘土壤剖面,分别取0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm原状土样,带回实验室采用烘干法用于土壤水分含量的测定。

林下灌草地上生物量在每个选定的样地按照五点法布设样方,灌木布设5 m×5 m样方,草本采用1 m×1 m样方,调查方法采用生物量收获法。

气象数据获取为研究区次生林内装有全自动气象站,全天分层观测林内外的太阳辐射、空气温度、空气相对湿度等环境因子,使用数据采集器(CR1000)定期收集数据,采集频率为30 min·次$^{-1}$。

1.3 水分年的划分

如图1所示,生长季各月降雨量占生长季降雨总量比值表明,2021年、2022年、2023年与前40 a累积均值相比,各月降雨量占生长季总降雨量差异不明显。5月降雨量占比7%~11%,6月降雨量占比15%~23%,7月降雨量占比31%~41%,8月降雨量占比21%~24%,9月降雨量占比9%~17%。表明降雨季节波动较小,即使正常年、湿润年、干旱年降雨量有所不同,但生长季各月降雨比例相差较小。

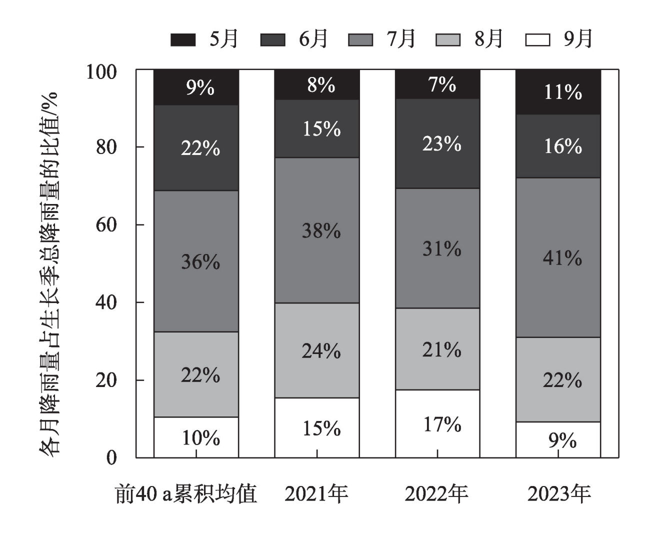


图1 生长季各月降雨量占生长季降雨总量的占比

Fig. 1 Percentage of monthly rainfall within the growing season to total rainfall during the growing season

因降雨分布季节性差别较小,1981—2020年研究区年降水量在215.40~595.83 mm,年平均降水量为410.38 mm。当年降水量小于年平均降水量的75%时,则被定义为"干旱"年;如果低于90%,则定义为"干燥"年份;降至−10%~10%是"正常"年份;如果超过10%,则为"湿润"年份;如果超过25%,则是"较湿润"的一年。2021年的年降水量为512.56 mm,因此2021年被确定为"湿润"年。2022年是"干旱"年,年降水量为335.79 mm;2023年是"正常"年,年降水量为371.34 mm(表2)。在本文的其余部分中,我们将年份称为"水文年",包括"干旱"、"正常"、"湿润"年份[24]。

表2 水文年的划分

Tab. 2 Division of hydrological years

年份	水文年份	年降水量/mm	与多年平均值相比/%
2021年	湿润年	512.56	+24.90
2022年	干旱年	335.79	−18.20
2023年	正常年	371.34	−9.50

1.4 样品分析

采用改进的蒽酮-比色法测定样品中可溶性糖和淀粉的浓度,NSC含量为可溶性糖和淀粉含量之和[25]。

1.4.1 *可溶性糖的测定* 取研磨好的样品0.1 g,加入6~7 mL 80%乙醇,80 ℃水浴浸提30 min后冷却,离心5 min,重复提取两次(各10 min),收集上清液用80%乙醇定容到50 mL容量瓶中,吸取提取液2 mL于50 mL离心管中,沸水浴蒸去乙醇后加10 mL蒸馏水,搅拌离心,吸取上清液2 mL于试管,加5 mL硫酸-蒽酮试剂后沸水浴10 min,冷却后在620 nm处测定吸光值。根据可溶性糖标准曲线,计算出提取液中的可溶性糖浓度[26]。

1.4.2 *淀粉的测定* 测糖后的离心管中的残渣加2 mL蒸馏水,水浴蒸掉乙醇后沸水浴糊化15 min,冷却,加入2 mL冷的9.20 mol·L^{-1}高氯酸,搅拌、提取

15 min后加4 mL蒸馏水混匀、离心，上清液倒入50 mL容量瓶，再向沉淀中2 mL 4.60 mol·L^{-1}高氯酸，搅拌、提取15 min后加6 mL蒸馏水，离心10 min，收集上清液，蒸馏水定容。吸取淀粉提取液2 mL于试管中，加入5 mL硫酸–蒽酮试剂，摇匀后置于沸水中10 min，冷却后在620 nm处测定吸光值。根据可溶性糖标准曲线，折算淀粉浓度[26]。

$$可溶性糖（mg·g^{-1}）=\frac{C\times\frac{V}{a}n}{W\times1000}\times1000 \quad (1)$$

$$淀粉（mg·g^{-1}）=\frac{C\times\frac{V}{a}n\times0.9}{W\times1000}\times1000 \quad (2)$$

式中：C为从标准曲线上查得样品测定管中含葡萄糖的数值(μg)；V为样品提取液总体积(mL)；a为显色时取用样液量(mL)；n为稀释倍数；W为样品干重；0.9为葡萄糖换算为淀粉的系数。

可溶性糖与淀粉的比值：

$$可溶性糖与淀粉的比值（糖淀比）=\frac{SS}{S}\times10 \quad (3)$$

式中：SS为粗根可溶性糖含量(mg·g^{-1})；S为粗根淀粉含量(mg·g^{-1})。

1.5 数据处理

采用方差分析(ANOVA)多重比较不同采样时间和组织中NSC浓度和含量差异的显著性，采用混合模型分析NSC及其组分含量影响因子的显著性。所有统计分析均采用SPSS 20.0完成，所有图表制作均在Origin 2018制图软件中完成，数据均采用平均值±标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 不同坡向植被及环境因子的特征

三个坡向生长的蒙古栎生长及分布状况具有明显差异，各坡向蒙古栎平均树高及平均胸径沿阴坡、半阳坡、阳坡逐渐降低，其中阴坡蒙古栎平均树高(6.64 m)及胸径(8.19 cm)最大，半阳坡次之，阳坡最小(4.77 m，7.00 cm)；三个坡向的蒙古栎林草本及灌木地上生物量沿阴坡、半阳坡、阳坡逐渐降低，阴坡(72 g·m^{-2}，493 g·m^{-2})显著大于半阳坡及阳坡，阳坡与半阳坡之间差异不明显。林分总生物量三个坡向间差异显著，表现为阴坡最大(8.37×10^4 kg·hm^{-2})，半阳坡次之，阳坡最小(5.66×10^4 kg·hm^{-2})。而对于阴坡蒙古栎林来说，蒙古栎总生物量占整个林分生物量的83%，阳坡及半阳坡蒙古栎总生物量占整个林分总生物量的98%以上(表3)。

表3 乔木及林下灌草地上生物量差异

Tab. 3 Differences in above-ground biomass between trees and understory shrubs and grasses

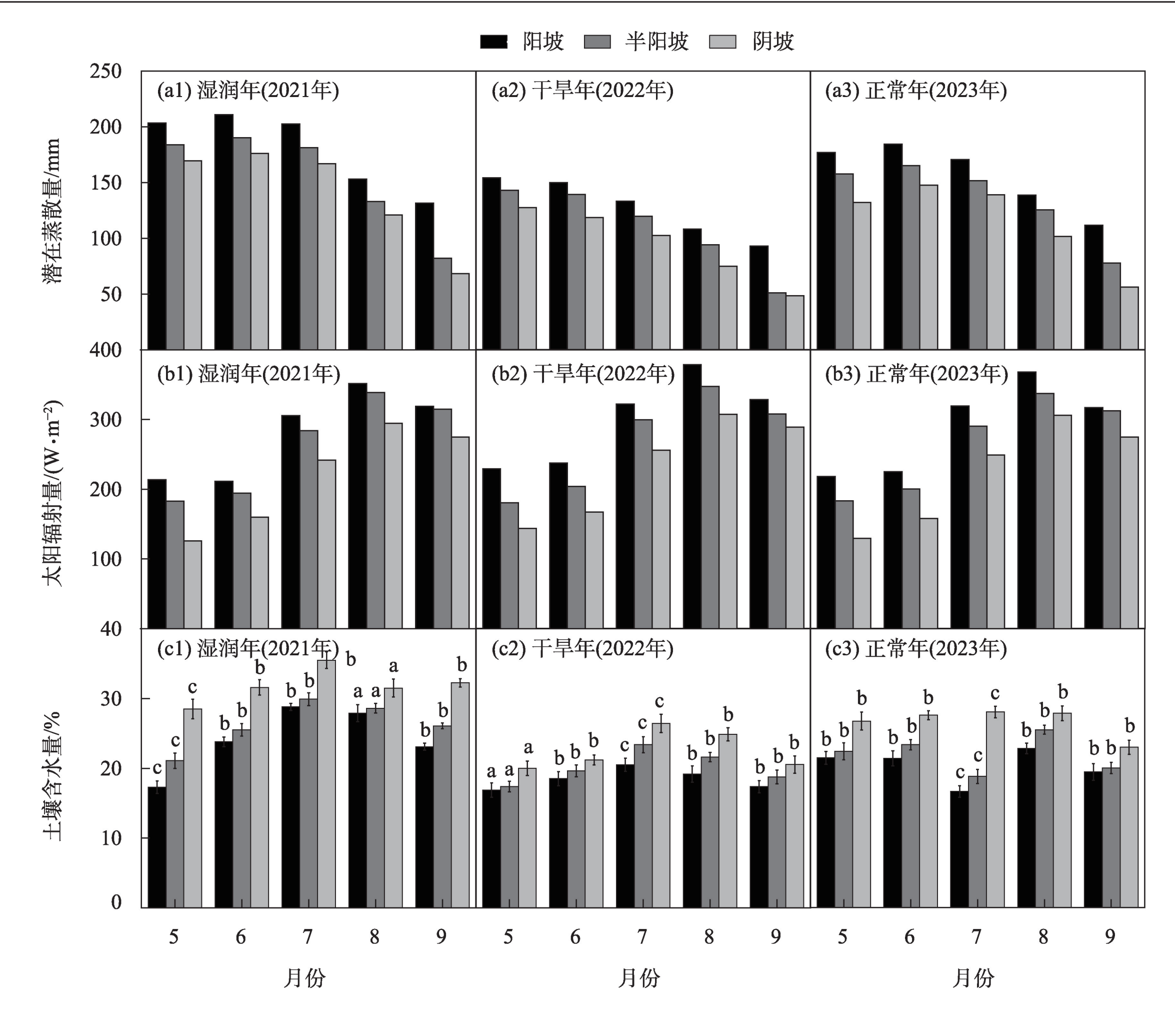
坡向	草木/(g·m^{-2})	灌木/(g·m^{-2})	林分总生物量/(kg·hm^{-2})	蒙古栎总生物量/(kg·hm^{-2})
阴坡	72±2.73a	493±16.92a	8.37×10^{4}a	6.96×10^{4}a
半阳坡	55±2.81b	438±17.61b	6.23×10^{4}b	6.12×10^{4}b
阳坡	50±4.02b	413±17.73b	5.66×10^{4}c	5.54×10^{4}c

注：不同小写字母表示不同坡向之间差异显著(P<0.05)。

不同水文年生长季内潜在蒸散量随湿润年、正常年、干旱年递减，且均呈现为沿阳坡、半阳坡、阴坡逐渐降低，干旱年、正常年、湿润年阴坡生长季潜在蒸散量分别为472.42 mm、576.91 mm、701.86 mm，半阳坡较阴坡增加15.88%、17.46%、9.73%，阳坡较阴坡增加35.31%、35.60%、28.38%(图2)。太阳辐射量日均值变化可看出不同水文年生长季不同坡向太阳辐射量均存在显著差异，阳坡受太阳辐射均最多，阴坡最低。其中太阳辐射量均在7—8月为全年最高，8月达到最大值(湿润年阳坡351.56 W·m^2，干旱年阳坡378.06 W·m^2，正常年阳坡367.66 W·m^2)，8—9月又逐渐降低。土壤含水量在不同水文年生长季均表现为5—7月逐渐增加，7月达到最高值(35.54%、26.42%、28.04%)，7—9月趋于稳定且分别降低了3.1%、5.89%、5.06%。土壤含水量阳坡均在16%~28%波动，半阳坡均在17%~30%波动，阴坡均在19%~36%波动。在不同水文年土壤含水量均呈现沿阳坡、半阳坡、阴坡逐渐升高，且阳坡、阴坡差异显著(P<0.05)(图2)。

2.2 不同坡向蒙古栎粗根非结构性碳水化合物季节动态变化

生长季内，不同坡向正常年NSC及其组分含量具有相似的变化趋势，可溶性糖含量均由生长季初上升后逐渐下降至8月最低值(阴坡40.08 mg·g^{-1}，半阳坡35.07 mg·g^{-1}，阳坡39.27 mg·g^{-1})，在生长季末回升至最高值(阴坡71.28 mg·g^{-1}，半阳坡60.29 mg·g^{-1}，阳坡85.9 mg·g^{-1})。不同坡向正常年淀粉与NSC含量变化相似，均由生长季初至生长季末逐渐增加且生长季末为最大值，且不同坡向间其含量随着阴坡、半阳坡、阳坡的顺序逐渐增加且差异显著(P<



注:误差条表示一个标准误差,不同小写字母表示同一月份不同坡向之间含量差异显著($P<0.05$)。下同。

图2 不同水文年(湿润年、干旱年、正常年)生长季潜在蒸散量、太阳辐射量、0~30cm不同坡向土壤含水量差异

Fig. 2 Differences in potential evapotranspiration, solar radiation and soil moisture content at 0−30 cm depth on different slope aspects during the growing seasons of various hydrological years (wet, dry, normal years)

0.05),阴坡淀粉增加39.05%、半阳坡增加33.69%、阳坡增加72.19%。不同坡向湿润年、干旱年与正常年蒙古栎粗根NSC具有相似的季节格局,但其波动幅度存在明显的差异。湿润年、干旱年可溶性糖含量均由生长季初逐渐上升至7月后逐渐下降,8月为最低值;不同坡向淀粉和NSC含量变化与正常年相似,生长季初逐渐下降至8月为最低值后逐渐增加至生长季末,生长季末为最高值,不同水文年不同坡向淀粉含量与NSC含量均为干旱年(2022年)最大,其含量也随着阴坡、半阳坡、阳坡的顺序逐渐增加且差异显著($P<0.05$),干旱年阳坡9月淀粉含量较正常年高11.26%,湿润年阳坡9月淀粉含量较正常年低4.84%(图3)。

蒙古栎粗根NSC含量主要以淀粉为主,正常年不同坡向可溶性糖与淀粉比值生长季初至生长季末均呈现下降的趋势,不同坡向可溶性糖和淀粉比值均在2~8之间波动。湿润年与干旱年波动范围均与正常年相似,但在生长季不同坡向可溶性糖和淀粉的比值变化有明显差异,湿润年、干旱年与正常年阴坡与半阳坡变化趋势不同,干旱年和正常年相似,比值呈先上升再下降的趋势;湿润年比值则先下降再回升后下降再缓慢回升。相对于阴坡和半阳坡来说阳坡变化幅度较大,湿润年、干旱年、正常年均生长季初比值逐渐上升,直至6月、7月比值最大,生长季末比值较小(湿润年2.82,干旱年3.12,正常年3.42)(图4)。

2.3 蒙古栎粗根NSC影响因子分析

坡向、坡向-年份-月份对可溶性糖有显著影

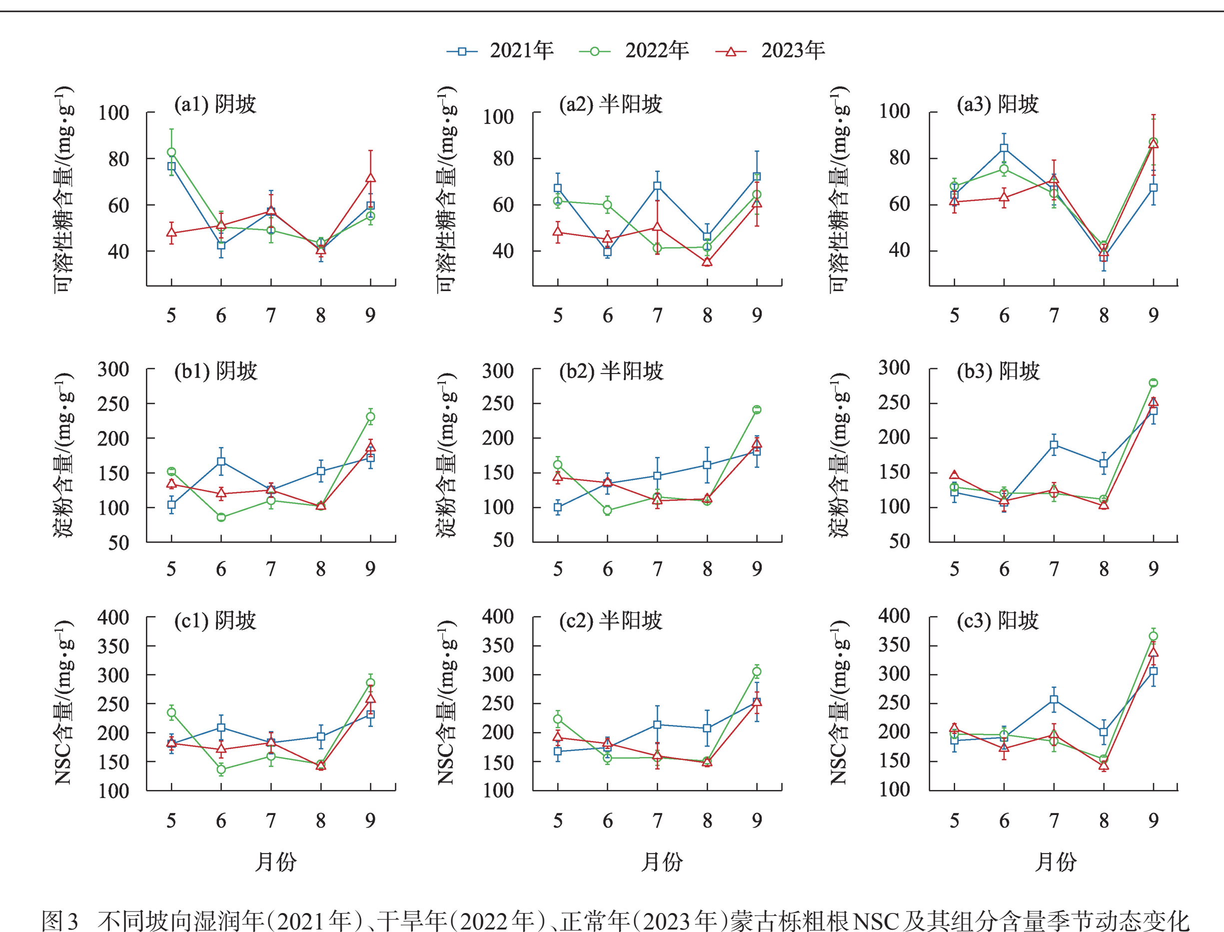


图3　不同坡向湿润年(2021年)、干旱年(2022年)、正常年(2023年)蒙古栎粗根NSC及其组分含量季节动态变化

Fig. 3　Seasonal dynamics of NSC and its components in the coarse roots of *Quercus mongolica* on different slope aspects during a wet year (2021), dry year (2022), and normal year (2023)

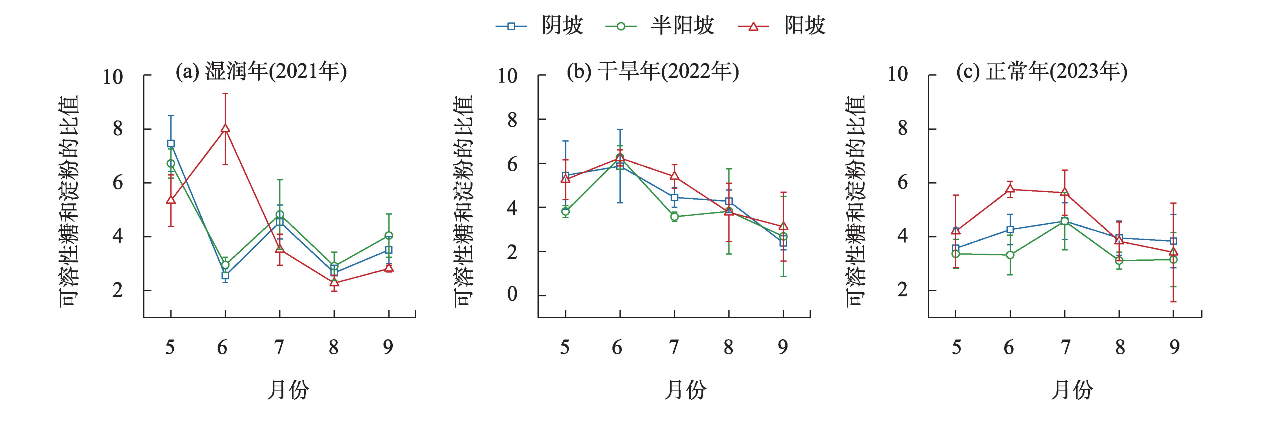


图4　不同坡向湿润年、干旱年、正常年蒙古栎粗根可溶性糖与淀粉比值的季节动态变化

Fig. 4 Seasonal dynamics of soluble sugar to starch ratio in *Quercus mongolica* rough roots in wet, dry and normal years with different slope orientations

响。坡向、月份、坡向-月份、年份-月份、坡向-年份-月份对淀粉有显著影响。坡向、坡向-年份、坡向-月份、坡向-年份-月份对总NSC有显著影响。在所有因素中,坡向对NSC的影响大于季节性(年份、月份)因素,但坡向、年份和月份的相互作用影响可溶性糖、淀粉和总NSC(表4)。

3　讨 论

3.1　蒙古栎粗根NSC及其组分对坡向的响应规律

NSC动态特征可反映不同生长阶段的植物生长规律及其对环境变化的适应策略[27]。本研究发现,

表4 坡向、年份、月份及其相互作用对粗根中NSC及其组分含量的影响

Tab. 4 Effects of slope direction, year, month and their interactions on the content of NSC and its components in coarse roots

指标	坡向	年份	月份	坡向-年份	坡向-月份	年份-月份	坡向-年份-月份
可溶性糖	**0.032**	0.066	0.071	0.085	0.084	0.092	**0.039**
淀粉	**0.019**	0.081	**0.037**	0.077	**0.029**	**0.045**	**0.031**
NSC	**0.037**	0.075	0.051	**0.044**	**0.042**	0.182	**0.041**

注:数值代表显著性P值,加粗数值代表差异显著($P<0.05$)。

在三种不同水文年(湿润年、干旱年、正常年)生长季内,粗根NSC及其组分含量变化幅度较大。生长季初期不同坡向粗根NSC含量为生长季较低值,后至生长季中期逐渐上升,之后均在8月短暂下降,生长季末达到整个生长季最大值。造成这种变化的原因可能是生长季初期叶片还未生长,树木往往会通过调动根系这一长期储存器官的碳资源向上运输以供树木初期生长,8月短暂下降可能是由强烈的碳汇过程(如生长、传输和抵御干旱胁迫)导致[28]。而到了生长季后期,根系作为碳能量的主要储存者和供应者,为度过休眠期以及来年春季正常生长启动,大量的NSC开始在根系中积累,因此,在生长季末期粗根的NSC储量达到最大值[10]。而Galvez等[29]研究发现,生长季初期干旱胁迫会显著增加乔木NSC含量,William等[30]发现,生长季旺盛期干旱胁迫对乔木NSC含量没有显著影响,这与本文结果相反。究其原因为干旱胁迫下乔木NSC的动态变化受诸多因素的影响,不同乔木树种对干旱反应敏感程度不同导致其NSC含量和极值的差异。如樟子松粗根可溶性糖含量增加,淀粉储存减少,栓皮栎粗根NSC含量最大值和最小值分别出现在2月和6月[10]。

不同坡向(阴坡、半阳坡、阳坡)NSC及其各组分含量逐渐增加,干旱年坡向分配最大。在山地环境条件下,植物的生存受大地形因子(海拔)和小地形因子(坡向和坡位)的共同影响,从阴坡到阳坡,环境因子发生了明显变化[31]。通过本研究不同坡向的环境因子特征表明,相较于半阳坡和阴坡,阳坡潜在蒸散量和太阳辐射量最高,土壤含水量最低,不同坡向环境差异显著。不同环境差异会导致植物体做出不同的生理响应,NSC变化规律亦不相同。如在不同海拔下,栓皮栎粗根NSC含量呈现出低海拔高于高海拔的特征[10]。对于干旱林线区白桦和樟子松树种来说,白桦叶片及树干NSC均显著大于樟子松[28]。华山松幼、中龄林NSC及其组分在各器官的分配规律基本一致,但是不同季节运转过程中各个器官的NSC含量不同,春季幼龄林NSC含量较高,而冬季中龄林NSC含量较高[32]。这种差异可能与树种的生长特性、所处的地理位置等有关,不同限制因子(树种、树龄、坡向、海拔等)条件下,NSC在不同器官发生转化和转移,其会导致NSC季节动态变化的差异及分配特征的不同。结合本研究不同坡向蒙古栎粗根NSC含量的变化来说,本研究区大兴安岭南段赛罕乌拉属于半干旱区,其中坡向林作为该地区森林分布的主要形式[33],水分成为该研究区树木生长的主要限制因子,在生长季末期,蒙古栎倾向于通过增加粗根的NSC含量,来合成防御性化合物,以更好地应对低温、隐蔽环境和树木安全越冬,从而导致生长季末其粗根NSC达到最大值,并且干旱年阳坡生长季末粗根NSC含量相对较高[34]。

3.2 在干旱胁迫环境下蒙古栎粗根NSC及其组分的调节作用

树木通过调节可溶性糖与淀粉间的比例关系以满足生长需求及适应环境变化[35]。在本研究中可溶性糖在三种不同水文年及不同坡向中变化无明显差异,淀粉和总NSC有显著变化。蒙古栎粗根淀粉占比约65%,可溶性糖占比约35%,因此,蒙古栎粗根NSC组成主要以淀粉为主。赵西平等[36]研究结果也同样表明,增加根部的淀粉含量更有利于树木适宜环境,迅速生长,可溶性糖和淀粉的比值同样印证了这个结论。NSC含量的变化主要是可溶性糖和淀粉含量的相互转化过程,这个过程受环境、树种、树龄等多种因素影响[37]。因此,可溶性糖和淀粉的比值被认为是研究植物抗逆胁迫机制的有效指标。在本研究中,生长季前期阳坡可溶性糖与淀粉比值较高,生长季后期比值越来越低,直至生长季末(9月)比值最低。说明随着季节变化,可溶性糖开始运转,直至比值达到最高值后,部分可溶性糖转化为淀粉,淀粉开始积累,以淀粉形式储

存起来。王彪等[38]认为这可能是因为生长季末期树木组织中淀粉含量水平与冬季树木存活密切相关,而较高的淀粉含量是植物顺利度过寒冷而漫长的冬季的一种保护策略。所以本研究中蒙古栎用淀粉增加方式,维持细胞的水势和水分平衡来调节渗透势维持细胞活力、保证呼吸作用适应极端环境,因为在干旱胁迫下生存比生长更重要。通过淀粉含量的增加,对干旱胁迫下的蒙古栎来说是一种节省能量维持正常生理代谢的适应对策,从而适应即将到来的冬季[35]。杨振亚等[15]对杉木幼苗根系发现,当水分胁迫达到一定限度时,根部中的NSC显著增加,糖淀比显著降低,其为了下一年的树木生长做准备。那么抵御逆境情况下根部糖淀比会显著降低,以上的研究结果推测赛罕乌拉蒙古栎林同样也是这种模式。

不同坡向中蒙古栎粗根NSC含量呈现阳坡高于半阳坡及阴坡的特征,而不同水文年则表现为干旱年NSC含量最高。通过对年份、月份、坡向三种因素对其结果分析,坡向因素影响大,结果表明蒙古栎粗根对潜在蒸发量梯度反应敏感,同时淀粉含量的增加证明其可能是适应干旱胁迫的一种策略。阴坡水分条件、遮阴条件好,蒸腾少,产生的NSC部分变成结构性碳用于生长消耗,部分用于储存,水分亏缺胁迫程度比阳坡小,所以蒙古栎长得越高。而阳坡则相反,水分亏缺程度大,不利于生长,死亡风险大,产生的NSC多但是用于储存的也多。那么阳坡植株矮小、树枝分叉增多、树木分布密度变小等都可能是其应对干旱的策略。同时相关研究表明,当干旱胁迫出现时,植物可以通过调节各器官的碳分配来适应水分条件的变化保证其正常生长和生存[39]。如随着干旱时间的延长,杨树幼苗不同器官对NSC反应程度不同,叶片和茎来说,NSC含量先增加而后减少趋势,而根部来说,NSC含量在重度干旱程度下,也同样先增加后减少,但是在轻度和中度干旱程度下,NSC含量呈现下降的趋势[6]。如干旱胁迫下刺槐(*Robinia pseudoacaia*)NSC含量在粗根中保持稳定,在细根中却逐渐升高[16]。NSC在不同组织器官中的生理功能与作用不同,干旱胁迫则会改变不同组织器官中的NSC合成、利用、运输和代谢的过程,导致NSC分配格局在不同器官中做出调整。如不同生境芦苇从湿生生境向荒漠生境过渡的过程中,根茎中淀粉含量向根转移[40]。杉木的适应性策略为通过增加根部NSC积累以及改变糖淀比来应对干旱胁迫[7]。然而干旱胁迫导致有的乔木NSC含量显著增加或保持不变。随着生长季气候的季节性改变,植物的生长中心也随即发生改变。多数植物都具有异速生长的特性,这可能最终导致植物在不同的生长阶段遭受干旱胁迫时表现出不同的适应性策略[41]。在本研究中,随着阴坡、半阳坡、阳坡的坡向变化,水分条件逐渐恶化,蒙古栎粗根淀粉积累以应对长期干旱的结果,可能是其适应干旱胁迫的一种策略机制。在寒冷和干旱环境下,植物倾向于在根部多积累非结构性碳水化合物,以提高对极端环境的适应性和抗性[38]。

4 结 论

坡向是蒙古栎粗根NSC变化的主导因素,随着水分胁迫程度(阴坡、半阳坡、阳坡)的增大,蒙古栎粗根NSC含量逐渐增加,主要以淀粉形式存在,干旱年阳坡反应最敏感。蒙古栎应对干旱胁迫机制是减少非结构性碳用于生长过程,以淀粉形式储存在根部,减少对水分的消耗。这对进一步保护和维持大兴安岭南段森林生态系统功能具有重要意义。

参考文献(References):

[1] Li X, Piao S, Wang K, et al. Temporal trade-off between gymnosperm resistance and resilience increases forest sensitivity to extreme drought[J]. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(8): 1075-1083.

[2] Jin Y, Hao G, Hammond W, et al. Aridity-dependent sequence of water potentials for stomatal closure and hydraulic dysfunctions in woody plants[J]. Global Change Biology, 2023, 29(7): 2030-2040.

[3] 王欣, 王凯, 张日升, 等. 科尔沁沙地油松和赤松非结构性碳水化合物的季节变化[J]. 生态学杂志, 2024: 1-10. [2024-06-12]. https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20240611.1845.014. [Wang Xin, Wang Kai, Zhang Risheng, et al. Seasonal variations in non-structural carbohydrate of *Pinus tabuliformis* and *Pinus densiflora* in Horqin Sandy Land[J]. Journal of Ecology, 2024: 1-10. [2024-06-12]. https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20240611.1845.014.]

[4] Donald A Y, David T. Tissue relationships between non-structural carbohydrate concentration and flowering in a subtropical herb, *Heliconia caribaea*(Heliconiaceae) [J]. Caribbean Journal of Science, 2005, 41(2): 243-249.

[5] Sakamaki Y, Ino Y. Response of non-structural carbohydrate content of belowground parts in *Equisetum arvense* according to the ir-

radiance change during a growing season[J]. Journal of Plant Research, 2004, 117: 385−391.

[6] 王凯, 林婷婷, 吕林有, 等. 水分胁迫对杨树幼苗非结构性碳水化合物分配的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(11): 3283−3290. [Wang Kai, Lin Tingting, Lü Linyou, et al. Effects of water stress on non-structural carbohydrate allocation in poplar seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(11): 3283−3290.]

[7] 付小斌, 陈琦, 刘苑秋, 等. 降水格局变化对杉木幼苗不同器官非结构性碳水化合物的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2024: 1−10. [2024-07-04]. doi: 10.11833/j.issn.2095-0756.20240253. [Fu Xiaobin, Chen Qi, Liu Yuanqiu, et al. Effects of precipitation pattern change on non-structural carbohydrates in differed organs of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University, 2024: 1−10. [2024−07−04]. doi: 10.11833/j.issn.2095−0756.20240253.]

[8] Hoch G, Richter A, Korner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees[J]. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(7): 1067−1081.

[9] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1188−1196. [Zheng Yunpu, Wang Hexin, Lou Xin, et al. Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: A review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(4): 1188−1196.]

[10] 章异平, 师志强, 竹磊, 等. 秦岭东段不同海拔栓皮栎粗跟非结构性碳水化合物含量的季节动态[J]. 生态学杂志, 2021, 40(3): 712−720. [Zhang Yiping, Shi Zhiqiang, Zhu Lei, et al. Seasonal variations of non-structural carbohydrate contents in coarse roots of *Quercus variabilis* Blume at different altitudes in the eastern Qinling Mountain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(3): 712−720.]

[11] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine?[J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764−775.

[12] 孟敏. 干旱胁迫对连翘幼苗器官中碳水化合物分配的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019. [Meng Min. Effects of Drought Stress on the Allocation of Carbohydrates in Organs of *Forsythia suspensa* Saplings[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2019.]

[13] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of non-structural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know[J]. New Phytologist, 2016, 211(2): 386−403.

[14] Schonbeck L, Li M H, Lehmann M M, et al. Soil nutrient availability alters tree carbon allocation dynamics during drought[J]. Tree Physiology, 2021, 41(5): 697−707.

[15] 杨振亚, 周本智, 陈庆标, 等. 干旱对杉木幼苗根系构型及非结构性碳水化合物的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(18): 6729−6740. [Yang Zhenya, Zhou Benzhi, Chen Qingbiao, et al. Effects of drought on root architecture and non-structural carbohydrate of *Cunninghamia lanceolata*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6729−6740.]

[16] 张婷. 干旱胁迫对刺槐和油松幼苗非结构性碳水化合物的影响[D]. 杨凌: 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2018. [Zhang Ting. Effects of Drought Stress on Nonstructural Carbohydrates in *Robinia Pseudoacacia* and *Pinus Tabuliformis* Saplings[D]. Yangling: University of Chinese Academy of Sciences (Research Center for Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Ministry of Education, Chinese Academy of Sciences), 2018.]

[17] 李蟠. 贡嘎山高山林线树种生理特性比较研究[D]. 重庆: 西南大学, 2008. [Li Pan. Study of Physiological Characteristics of the Alpine Treeline Trees in Mt. Gongga, Southwest China[D]. Chongqing: Southwest University, 2008.]

[18] 梁宽, 樊燕, 冯火炬, 等. 不同石灰岩生境淡竹非结构性碳水化合物浓度及分配特征[J]. 林业科学, 2019, 55(6): 22−27. [Liang Kuan, Fan Yan, Feng Huoju, et al. Concentration and distribution pattern of non-structural carbohydrate of *Phyllostachys glauca* in different limestone habitats[J]. Scientia Siluricae, 2019, 55(6): 22−27.]

[19] 郑金萍, 杨学东, 郭忠玲, 等. 蒙古栎林天然更新状况及影响因素研究[J]. 北华大学学报(自然科学版) , 2015, 16(5): 652−657. [Zheng Jinping, Yang Xuedong, Guo Zhongling, et al. Characteristics and influencing factors of natural regeneration of *Quercus mongolica* forest[J]. Journal of Beihua University (Natural Science Edition), 2015, 16(5): 652−657.]

[20] 于贵瑞, 王绍强, 陈泮勤, 等 . 碳同位素技术在土壤碳循环研究中的应用[J]. 地球科学进展, 2005, 20(5): 568−577. [Yu Guirui, Wang Shaoqiang, Chen Panqin, et al. Application of carbon isotope technology in soil carbon cycle research[J]. Advances in Earth Science, 2005, 20(5): 568−577.]

[21] Barbaroux C, Bréda N, Dufrêne E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*)[J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 605−615.

[22] 张华, 魏江生, 李航, 等. 大兴安岭南段不同坡向蒙古栎次生林土壤化学计量特征[J]. 温带林业研究, 2022, 5(2): 8−12, 18. [Zhang Hua, Wei Jiangsheng, Li Hang, et al. Soil stoichiometry characteristics of *Quercus mongolica* secondary forests in different slopes in southern Great Xing'an Mountains[J]. Temperate Forestry Research, 2022, 5(2): 8−12, 18.]

[23] 靳贝贝, 国庆喜. 蒙古栎、白桦根系分解及养分动态[J]. 生态学报, 2013, 33(8): 2416−2424. [Jin Beibei, Guo Qingxi. Root decomposition and nutrient dynamics of *Quercus mongolica* and *Betula platyphylla*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(8): 2416−2424.]

[24] 乌艺恒. 大兴安岭南段白桦蒸腾耗水和水分利用来源对干旱的响应[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023. [Wu Yiheng. Response of Transpiration Water Consumption and Water Uptake Source of *Betula platyphylla* to Drought in the Southern Greater khingan Mountains[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023.]

[25] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue[J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(10): 1627–1629.

[26] 张华. 大兴安岭南段蒙古栎非结构性碳对干旱梯度的响应[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023. [Zhang Hua. Response of Nonstructural Carbon of *Quercus mongolica* to Drought Gradients in the Southern Part of Daxing'anling Mountains[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023.]

[27] 袁钰晨. 不同树龄的天然更新胡桃楸幼树对生境的生长、形态和生理响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023. [Yuan Yuchen. Growth, Morphology and Physiological Responses of Different-Aged Naturally Regenerated *Juglans mandshurica* Saplings to Habitat[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.]

[28] 上官淮亮, 刘鸿雁, 胡国铮, 等. 干旱林线区不同树种非结构性碳水化合物的季节格局及其主导因子[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2019, 55(3): 553–560. [Shangguan Huailiang, Liu Hongyan, Hu Guozheng, et al. Seasonal pattern of non-structural carbohydrates of different tree species in arid forest line area and its dominant factors[J]. Journal of Peking University (Natural Science Edition), 2019, 55(3): 553–560.]

[29] Galvez D A, Landhusser S, Tyree M. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: Does simulated drought induce reserve limitation?[J]. Tree Physiology, 2011, 31(3): 250–257.

[30] William R, Leander D. Hydraulic and carbohydrate changes in experimental droughtinduced mortality of saplings in two conifer specie[J]. Tree Physiology, 2013, 33(3): 252–260.

[31] 朱云云, 王孝安, 王贤, 等. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(21): 6823–6833. [Zhu Yunyun, Wang Xiao'an, Wang Xian, et al. Effect of slope aspect on the functional diversity of grass communities in the Loess Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(21): 6823–6833.]

[32] 李志琪, 吴俊文, 陈刚, 等. 中幼龄林华山松非结构性碳水化合物季节变化[J]. 西北植物学报, 2024, 44(4): 782–791. [Li Zhiqi, Wu Junwen, Chen Gang, et al. Seasonal variations of non-structural carbohydrates of young and middle-age *Pinus armandii* plantations[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(4): 782–791.]

[33] 赵鹏武, 管立娟, 刘兵兵, 等. 我国半干旱区东段森林动态研究现状及展望[J]. 世界林业研究, 2021, 34(2): 74–79. [Zhao Pengwu, Guan Lijuan, Liu Bingbing, et al. Research status and prospects of forest dynamics in the eastern semi-arid region of China [J]. World Forestry Research, 2021, 34(2): 74–79.]

[34] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1245–1255. [Yu Limin, Wang Chuankuan, Wang Xingchang. Distribution of non-structural carbohydrates in three temperate tree species[J]. Chinese Journal of Phytoecology, 2011, 35(12): 1245–1255.]

[35] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(21): 6090–6100. [Du Yao, Han Yi, Wang Chuankuan. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(21): 6090–6100.]

[36] 赵西平, 郭平平, 张昭林, 等. 枫桦树枝和根系木质部非结构性碳水化合物的地区差异[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(1):224–228. [Zhao Xiping, Guo Pingping, Zhang Zhaolin, et al. Regional variations of non-structural carbohydrates in xylem of *Betula costata* branches and roots[J]. Journal of Northwest Forestry College, 2019, 34(1): 224–228.]

[37] Li Maihe, Xiao Wenfa, Wang Sanfen, et al. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees. I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation[J]. Tree Physiology, 2008, 28(8): 1287–1296.

[38] 王彪, 江源, 王明昌, 等. 芦芽山不同海拔白杄非结构性碳水化合物含量动态[J]. 植物生态学报, 2015, 39(7): 746–752. [Wang Biao, Jiang Yuan, Wang Mingchang. Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39 (7): 746–752.]

[39] Weltzin J F, Loik M E, Schwinning S, et al. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation[J]. Bioscience, 2003, 53(10): 941–952.

[40] 刘雪蕊. 内陆河湿地芦苇非结构性碳水化合物的季节动态研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2020. [Liu Xuerui. Study on the Seasonal Dynamics of Non-structured Carbohydrates for *Phragmites australis* in Inland River Wetlands[D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2020.]

[41] 谷艳芳, 丁圣彦, 高志英. 干旱胁迫下冬小麦光合产物分配格局及其与产量的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(5) : 1167–1173. [Gu Yanfang, Ding Shengyan, Gao Zhiying. Distribution pattern of photosynthetic products in winter wheat under drought stress and its relationship with yield[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(5): 1167–1173.]

Effect of different slope characteristics on root nonstructural carbon of *Quercus mongolica* in the southern Daxing'anling Mountains

LIU Yiwei[1,2], WEI Jiangsheng[1,2,3], HUANG Lidong[1,2], ZHAO Pengwu[3,4], SHU Yang[3,4], LI Huimin[1,2], CAO Lichun[3], ZHANG Ting[3]

(1. College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, Inner Mongolia, China; 2. Inner Mongolia Key Laboratory of Soil Quality and Nutrient Resource, Hohhot 010011, Inner Mongolia, China; 3. Saihanwla Forest Ecosystem National Station, Chifeng 024000, Inner Mongolia, China; 4. Forestry College of Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, Inner Mongolia, China)

Abstract: The distribution of carbon within plant aboveground and subsurface organs is important for understanding the carbon storage systems in tree roots in semi-arid areas. In this study, coarse root samples of *Quercus mongolica*. were collected monthly during the growing seasons of 2021 (wet year), 2022 (dry year), and 2023 (normal year). The changes in nonstructural carbon and its components (soluble sugar and starch) were analyzed; the NSC (Non-Structural Carbohydrate) content of coarse root was primarily starch, and it increased significantly with seasonal changes (P<0.05). The NSC and starch contents were highest during the wet season, followed by the normal and dry seasons. The starch content was highest on the sunny slope, followed by the semi-sunny and shady slopes regions (P<0.05). Slope characteristics affect the NSC and component contents of coarse roots, as NSC and component contents change in response to potential evapotranspiration gradients. The findings provide a better understanding of the mechanisms controlling carbon distribution within plant underground organs in response to arid conditions.

Keywords: southern of Daxing'anling Mountains; nonstructural carbohydrates; *Quercus mongolica*; root system; slope aspect